

УДК 591.52+591.1

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОМЫ КОСТНОГО МОЗГА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОЗВОНОЧНЫХ В СВЯЗИ С АДАПТАЦИЕЙ К УСЛОВИЯМ ОБИТАНИЯ

Е. В. Скрипченко

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
Киев, Украина, arian@i.com.ua

MORPHO-FUNCTIONAL PECULIARITIES OF BONE MARROW STROMA IN REPRESENTATIVES OF VERTEBRATES RELATED WITH ADAPTATION TO LIVING CONDITIONS

E. V. Skripchenko

Institute of zoology NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine, arian@i.com.ua

В процессе эволюционного развития и становления современного разнообразия позвоночных животных возникла и была закреплена тесная связь кроветворения с костью. Гистогенетическая связь кроветворной ткани с внутренним скелетом эволюционно сложилась в связи с приспособлением позвоночных к обитанию на суше и замещением хрящевого скелета костным. Оптимальность топографии кроветворной ткани в костной полости связана с тем, что костная ткань, обладающая большой прочностью, способна обеспечивать защиту кроветворения, экранируя его от механических травм, радиационного фона и других воздействий (Старостин и др., 1977; Cooper et al., 1980).

В ряду позвоночных от амфибий до млекопитающих костный мозг превращается из органа дополнительного кроветворения (у бесхвостых амфибий) в основной орган гемопоэза (у всех теплокровных позвоночных). Различная степень интенсивности кроветворения (при сравнении периодов максимальной активности), существенные различия в составе образующихся гемопоэтических клеток и в ультраструктуре клеток, принадлежащих к однотипным кроветворным росткам у различных позвоночных в значительной степени связаны с особенностями стромы этого органа. Однако, если строма костного мозга млекопитающих – предмет активных исследований (Bianco et al., 2001; Паюшина и др., 2006; Чертков и др., 2006), сведения о строме костного мозга у амфибий (Хамидов и др., 1978), рептилий (Zapata et al., 1981), птиц (Гольдберг, 1975; Sorrel et al., 1982) являются фрагментарными. Задача нашей работы – охарактеризовать особенности стромы костного мозга у представителей амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих в связи с адаптацией к условиям обитания.

Как известно (Наумов и др., 1979), эволюция хвостатых и бесхвостых амфибий шла независимо с верхнего девона, когда ихтеостегиды дали начало двум подклассам: тонкопозвонковых и дугопозвонковых. Резкие анатомические и биологические различия между современными хвостатыми и бесхвостыми амфибиями обнаруживаются и в кроветворной системе. Современным хвостатым земноводным свойственен, как рыбам, основной тип передвижения при помощи боковых изгибов всего тела. При перемещении в воде конечности заметной роли не играют.

Полости бедренных и плечевых костей у исследованных хвостатых амфибий (*Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758), *Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758)) заполнены соединительной тканью, включающей ретикулиновые волокна, ретикулярные клетки, адипоциты, эндотелиальные клетки.

У бесхвостых амфибий появляется новый кроветворный орган – костный мозг, выполняющий функцию дополнительного очага кроветворения. Строма костного мозга у исследованных нами *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758), *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758), *Rana ridibunda* (Pallas, 1771) включает мембранно-фибриллярные структуры и гетерогенную популяцию клеток (фибробластоподобные клетки, фагоцитирующие ретикулярные клетки, адипоциты, макрофаги, эндотелиальные клетки). Костный мозг отделен от кости оболочкой.

Главная причина эволюционного прогресса пресмыкающихся и длительного их господства на планете на протяжении всей мезозойской эры заключается в том, что у рептилий сложились все основные типы передвижений, присущие надклассу четвероногих в целом (Наумов и др., 1979). Усложняется двигательная система пресмыкающихся. Грубоволокнистая костная ткань земноводных заместила тонковолокнистую костью. Морфологические изменения в кости и усложнение других органов и систем сопровождалась интенсификацией гемопоэза в костном мозге.

У исследованных нами *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) в костном мозге по сравнению с костным мозгом амфибий возникают новые формы взаимоотношений между стромальными и гемопоэтическими клетками, что выражается в появлении островков лимфоцитоподобных клеток, с центрально расположенной фагоцитирующей ретикулярной клеткой. Часто встречаются также клеточные группы, в которых центральное положение занимает макрофаг, окружают его лимфоцитоподобные клетки и клетки гранулоцитарного ряда. Принимая во внимание подвижность макрофагов, и, в то же время, отмечая наличие множественных, часто обширных, контактов макрофагов с окружающими его клетками, мы склонны считать такие клеточные группы довольно устойчивые образования. Наличие таких клеточных групп свидетельствует о возможной регуляторной функции центральных

стромальных клеток по отношению к кроветворным. Костномозговой лимфопоэз, наряду с селезеночным, приводят к выраженному у пресмыкающихся лимфоидному характеру периферической крови.

У исследованных нами *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758), *Testudo horsfieldi* (Gray, 1844) костномозговая полость в бедренной кости представляет собой множество лабиринтов в костной ткани. Такое строение, вероятно, является результатом приспособления к большой механической нагрузке на конечности, оказываемой панцирем. Стромальные клетки в костном мозге исследованных нами черепах обладают способностью к накоплению в цитоплазме запасов гликогена в виде глыбок различных размеров. Возможно, часть этого гликогена расходуется на теплообразование при понижении температуры окружающей среды, что позволяет сохранять известную активность гемопоэза при временных неблагоприятных температурных условиях. Накопление гликогена в стромальных клетках может быть связано также со своеобразным лабиринтоподобным строением костномозговой полости, когда костные перегородки затрудняют обмен субстратами между различными участками костного мозга.

Структурные усовершенствования стромы костного мозга, появление новых форм взаимоотношений между стромальными и гемопоэтическими клетками, накопление в стромальных клетках энергетических и пластических субстратов способствовали интенсификации процесса гемопоэза в костном мозге у рептилий.

От примитивных пресмыкающихся, еще сохраняющих некоторые признаки земноводных, в триасе (примерно 215 млн. лет назад) обособились млекопитающие, а птицы – от вполне сложившихся пресмыкающихся лишь в конце триаса или начале юры (примерно 190–170 млн. лет назад) (Наумов и др., 1979). В обоих классах возникли аналогичные, но развившиеся независимо, приспособления, поднявшие жизнедеятельность млекопитающих и птиц на более высокий уровень организации, по сравнению с остальными позвоночными.

К таким адаптивным физиологическим перестройкам в первую очередь следует отнести появление теплокровности. Оно возникло на основе повышения уровня обмена веществ путем интенсификации пищеварения, дыхания, кровообращения, выделения и появления теплоизолирующих покровов. Интенсификация всех этих физиологических процессов неразрывно связана с усилением гемопоэза в кроветворных органах.

У птиц, как известно, костный мозг становится главным гемопоэтическим органом. При этом у большинства из них в связи с пневматизацией костей сокращается число мест локализации костного мозга. Полет требует энергетических затрат и усиленного обмена веществ, особенно в работающих мышцах.

Важную роль в обеспечении интенсивности кроветворения в костном мозге птиц сыграли изменения в строении этого органа. У исследованных нами птиц (*Columba livia* (Gmelin, 1789), *Passer domesticus* (Linnaeus, 1758), *Corvus irugilegus* (Linnaeus, 1758)) по сравнению с пойкилотермными наземными позвоночными, заметно прогрессирует специфическая дифференцировка клеток стромы: отмечается ослабление фагоцитарной функции костномозговых адипоцитов и потеря способности к фагоцитозу ретикулярными клетками, входящими в состав островков размножения лимфоцитоподобных клеток, что отражает усовершенствование механизма взаимодействия стромальных и гемопоэтических клеток.

У всех исследованных нами млекопитающих (*Erinaceus europaeus* (Linnaeus, 1758), *Vespertilio serotinus* (Schreber, 1774), *Cavia porcellus* (Erxleben, 1777)) по сравнению с амфибиями и рептилиями в популяции стромальных клеток костного мозга значительно увеличивается доля фагоцитирующих ретикулярных клеток и макрофагов. Это связано с потерей адипоцитами способности к фагоцитозу. Стромальные клетки в костном мозге млекопитающих достигают высшей степени специализации по сравнению с пойкилотермными наземными позвоночными, что в немалой степени способствовало интенсификации процесса кроветворения в костном мозге млекопитающих. Об этом свидетельствует и строгая избирательность структурных взаимоотношений между ними и гемопоэтическими клетками. Проявлением усовершенствования регуляторных взаимоотношений между кроветворными и стромальными клетками является четкая очаговость различных ростков гемопоэза в костном мозге млекопитающих: макрофаги становятся центрами очагов эритропоэза, отростчатые ретикулярные клетки – очагов гранулопоэза.

Таким образом, специфическая дифференциация стромальных клеток костного мозга, возникшая в процессе эволюционного развития и становления современного разнообразия позвоночных животных, подтверждает открытый Мильн-Эдвардсом основной принцип прогрессивного усложнения организации: принцип дифференциации, основанный на разделении труда (Milne-Edwards, 1851, цит. по Шмальгаузен, 1942). Целое, несущее лишь общие функции, расчленяется на части с разными, более специальными функциями. Целое дифференцируется, а части специализируются. Клетки становятся все более совершенными и в то же время узкими «специалистами». «Установление новых признаков (дифференциация) связано с установлением новых корреляций (интеграция)» (Шмальгаузен, 1942). Такие корреляции устанавливались в процессе эволюции между изменяющимися стромальными и кроветворными клетками.